

## L'AGE DES ANGIOSPERMES EN GÉNÉRAL ET DE QUELQUES ANGIOSPERMES EN PARTICULIER

(suite)

par LÉON CROIZAT

Nous allons maintenant analyser quelques schémas de répartition de *Narcissus* (21) dans le but d'établir jusqu'à quel point ce qu'ils montrent s'accorde avec les idées dont nos lecteurs viennent de lire le résumé. Voici nos observations :

1. (Fig. 4 A) — On remarquera que *Narcissus triandrus* a une station isolée aux Iles Glénans dans le Finistère. D'après la « Geographic Distribution » on l'expliquerait par des vols de canards (nous ne faisons, bien entendu, aucun jeu de mots) qui, partis d'Espagne en auraient laissé choir des graines aux Glénans, etc., etc.

Cependant, et pas plus qu'Amadon dans un cas semblable (12), FERNANDES n'est cette fois disposé à se contenter d'une telle explication. Il sent la nécessité d'analyser la distribution de la population de ce Narcisse isolé aux Glénans d'une façon si frappante. Il admet la possibilité d'un « ennoïement de la plupart de la région côtière » entre le nord de l'Espagne et la Bretagne qui non seulement aurait détruit une grande partie de l'aire ancienne de ce Narcisse, mais altéré, en même temps, l'écologie des îles sur la côte du Golfe de Gascogne (sensu amplo), Glénans exceptées, en les rendant inaptés à sa survivance. Si, en fin de compte, il s'abstient de se prononcer définitivement pour ou contre l'indigénat de *N. triandrus* aux Glénans, ce qui est de son plein droit, FERNANDES ne donne pas moins une excellente analyse de la question. Pour nous, c'est assez, car chacun a droit à ses opinions lorsqu'elles se tiennent dans les limites du sens commun. Notre opinion est que, si ce Narcisse est vraiment indigène aux Glénans — ce qui est à trancher par une enquête ne devant rien à telle ou telle autre idée préconçue —, on ne doit y voir qu'un exemple assez courant de répartition « atlantique ». Les « ennoïements » auxquels FERNANDES fait allusion sont bien connus (FERRAZ de CARVALHO) : les côtes de l'Espagne du Nord et du Portugal ont été modelées, en effet, par de vastes effondrements dont la vallée du Tage et la Serra de Arrábida marquent au Portugal une limite importante. L'isolement de *N. triandrus* aux Glénans paraîtra merveilleux à des naturalistes peu familiers avec les « miracles de la distribution », mais des esprits mieux informés n'y verront rien de plus extraordinaire que, par exemple, les distributions de *N. cyclamineus* et, surtout, de *N. calcicola* (22). Comment

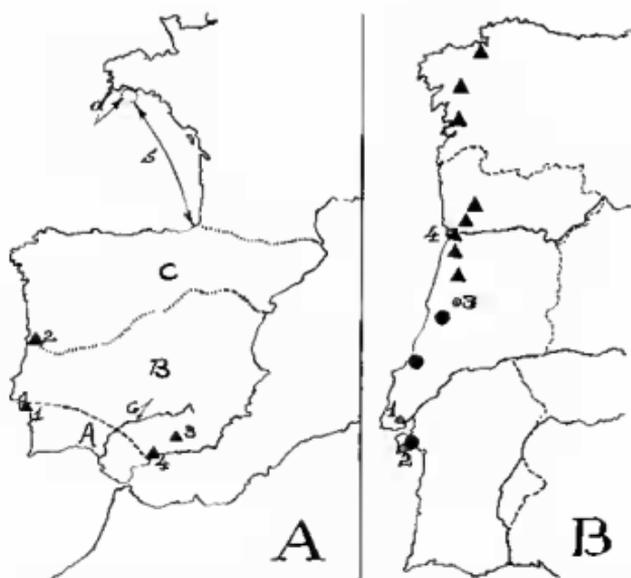


Fig. 4. — A. (gauche) La distribution de *Narcissus triandrus* ; la Région A, au sud et à l'ouest de la ligne en tirets, est évitée par ce Narcisse. Les régions B et C correspondent, respectivement, aux variétés *concolor* et *cernuus*. La flèche G indique le fleuve Guadalquivir. Par des triangles sont indiquées les villes suivantes : 1 = Setúbal (Serra de Arrábida) ; 2 = Coimbra ; 3 = Grenade ; 4 = Malaga (à peu près au nord de Malaga se situe la Serranía de Ronda). La station de ce Narcisse aux Glénans est indiquée par la flèche d, le trait en flèche S souligne l'interruption de distribution entre les Glénans et le reste de l'aire de l'espèce. — B : la distribution de *Narcissus calceicola* (cercles), et de *N. cyclamincus* (triangles) d'après FERNANDES (21). Localités indiquées : 1 = Lisbonne ; 2 = Setúbal (Serra de Arrábida) ; 3 = Coimbra (droite) ; 4 = Oporto.

OBSERVATIONS : La Serra de Caramulo au nord de Coimbra marque le commencement de la distribution de *N. cyclamincus* vers le nord. La Serra de Arrábida arrête le *N. calceicola* vers le Sud. Cette espèce est inféodée (FERNANDES (21) aux calcaires du Jurassique en marge des roches anciennes de la méséta et des dépôts récents de la vallée du Tage. Le Porto de Mós et la Serra de Sicó sont à peu près à mi-chemin entre Lisbonne et Coimbra. Cette région est importante par sa géologie (voir « Contribuições para o estudo da geografia de Portugal » par A. FERRAZ DE CARVALHO Publ. Museum Mineral. Geol. Univ. Coimbra, Memórias e Notícias 22 : 4, 1948), car elle englobe un des secteurs de contact entre la Méséta et la « Orla Mesozóica » (bordure Mésozoïque). Dans l'analyse qu'il fait de cette région FERRAZ DE CARVALHO rappelle la « tectónica variada » du Porto de Mós et attribue les lôts de Berlenga et des Farilhões (au nord de Lisbonne) à des « macios antigos » aujourd'hui effondrés. On remarquera que la Serra de Arrábida est complètement isolée du nord de la « Orla Mesozóica » par les dépôts Pliocènes et Quaternaires de la basse vallée du Tage, mais est formée en partie par des calcaires Jurassiques et des restes de roches anciennes (voir : Carta Geológica de Portugal, A. FERRAZ DE CARVALHO, *op. cit.*). L'importance biogéographique de la Serra de Arrábida, du Porto de Mós, etc., provient donc de raisons géologiques qui se passent de commentaire.

et quand, par exemple, *N. calcicola* a réussi à trouver la station qui lui convenait le mieux (voir Fig. 4 B) sur les vieux calcaires de localités qui intéressent autant la géologie que la botanique (Serra de Arrábida, Porto de Mos, Serra de Sico, etc.) est une question toute aussi passionnante que celle de savoir comment et quand *N. triandrus* a pris pied aux Glénans. En fait le biogéographe avisé verra dans toutes ces distributions un lien commun en rapport avec l'histoire géologique de l'Europe Occidentale et aux avatars qui en ont dessiné le profil côtier. Aucun Narcisse ne s'est renseigné au bureau de tourisme le plus proche avant d'entreprendre ses « émigrations ». Ces plantes n'ont « trouvé sur leur chemin » que ce que nature a bien voulu arranger pour leur plus grand bien (ou leur destruction); et un mètre carré de *N. triandrus* aux Glénans a été soumis aux mêmes lois qui veulent qu'un mètre carré de *N. calcicola* existe au Porto de Mos. Les détails de chaque cas varient à l'infini, mais la loi des rapports entre la terre et la vie dans l'évolution ne change nulle part.

Si elle est spontanée, ce qui est pour nous fort probable, la distribution de *N. triandrus* isolé aux Glénans ne peut être que banale. Elle fait partie d'un ensemble de processus de biogéographie qui a assuré la présence d'espèces « américaines » au Portugal, p.e : *Ulricularia subulata* (19), *Juncus imbricatus* et *Lilaea subulata* (23), *Lilaeopsis allenuata* et *Solanum ollonis* (24) et toute une foule de distributions « transatlantiques » dont *Corema* (14), *Staurastrum*, *Hibiscus*, *Euphorbia* (13), *Erica* (14), *Daboecia*, *Pinguicula*, *Rubus* (13), *Arenaria*, *Drosera*, *Podostemon*, *Hypericum* etc. (14), constituant des exemples frappants.

2. — La distribution de *N. triandrus* dans la Péninsule Ibérique (voir Fig. 4 A) laisse nettement de côté la partie de l'Espagne et du Portugal située à l'ouest et au sud de l'arc : Sétubal-Malaga. Il est à remarquer que la région évitée, dirait-on, avec beaucoup d'à propos par *N. triandrus* (et par *Leucojum*, voir fig. 3), est occupée au contraire, par d'autres espèces de Narcisses : *N. gaditanus*, *N. minuliflorus*, *N. jonquilloides* (*jonquilla* × *gaditanus*). Les aires des espèces au nord et à l'est de l'arc : Sétubal-Malaga se trouvent donc être vicariantes d'une manière assez frappante de celles situées au sud et à l'ouest de cet arc, ce qui constitue un problème biogéographique des plus intéressants et qui saute à l'œil nu.

JEANNEL, qui est un naturaliste fort expert de la géologie historique de la Méditerranée, s'en est rendu compte, ou du moins, a été frappé par certains à-côtés des distributions de ce type. Il nous montre (33) que des Coléoptères affines de *Geocharis* (*Anillini*) sont répartis sur l'arc : Lisbonne-Cordoue-Tanger en Sardaigne et en Italie. Il ne considère pas, avec raison, comme banale le fait que ces insectes aient « traversé » le Guadalquivir. En effet, au Crétacé et au Tertiaire inférieur, le « Guadalquivir » était une mer qui séparait le centre et le nord de l'Espagne de l'Espagne « Bétique » au sud de l'axe : Cadix-Alicante (soit, au long des vallées de ce qui devait devenir le Guadalquivir et la Segura, de nos cartes).

La formation vicariante domine la scène de l'évolution à un tel point que, dictées jadis sur une terre depuis disparue (la *Tyrrhénide* dans le cas

particulier de la Méditerranée), ses loix survivent, après des millions d'années, dans la distribution actuelle. Si la *Tyrrhénide* et la *Tethys* n'avaient existé, jamais la biogéographie de notre monde n'aurait pu être ce qu'elle est. Naturellement, la distribution et la formation de *Stylulus* et de *Cneorum*, de *Rhegmatoobius*, *Anillus*, *Narcissus*, *Leucojum*, *Lapiedra*, etc., etc., résultent dans chaque cas de la formation vicariante, soit, de la différenciation sur place de souches apparentées, dont la distribution fut commune aux deux rives de l'Atlantique à partir des époques annonçant la « Vie moderne ».

Ces époques correspondent, nous le savons, à peu près au Triasique-Jurassique, autant pour les Angiospermes que pour les Mammifères et les Oiseaux. Les faits sont tellement bien connus, tellement indiscutables que même les Grands Maîtres de la « Geographic Distribution » sont forcés de les reconnaître. SIMPSON (41), par exemple, est au courant d'une « major crisis » qui : « Suggests a radical and widespread alteration of living condition on the earth, and there is other independant evidence that such a change did occur during the long span of the Permian and Triassic ». C'est bien l'âge que nous avons assigné à l'angiospermie en général (soit pré-angiospermie + angiospermie). On a de la peine à croire qu'un auteur pour qui la « Geographic Distribution » est inattaquable ait pu écrire ce que voici (41) : « The apparent correlation between physical conditions on the earth and the history of its life is a striking exemple of the unquestionable fact that life and its environment are interdependent and evolve together... Examination of the make-up of various phyla before and after the Permo-Triassic crisis reveals in several of them striking special cases of a widespread evolutionary phenomenon : replacement, within a given group or adaptative type, of one sort of organism by another »! Des textes de ce genre démontrent jusqu'à quel point la « Geographic Distribution » a désaxé la pensée. SIMPSON perçoit fort nettement une époque de changement partout commune à la terre, et se rend compte exactement de l'importance de la formation vicariante, ce qui suffirait à faire de lui un « panbiogéographe »! DARWIN, lui aussi, a été, par moments du moins (14), un « panbiogéographe » convaincu; etc., etc. Toutefois, dès qu'ils entendent le coup de clairon des « centres d'origine », des « émigrations » des « moyens », ces braves battent en retraite. Leur cri : Mais avancez donc! Vous êtes déjà des panbiogéographes!!! serait le insulter de la plus grave façon. Ils sont ce qu'ils ne veulent pas être, et étant les deux à la fois, ils ont créé une doctrine de contradictions qui leur assure le droit de croire ce qu'ils veulent à tour de rôle. Pourrait-on jamais les convaincre? On sait que DESCARTES évitait, de propos délibéré, de donner des démonstrations qui fussent aisées à saisir, sachant que, s'il l'eût fait, on lui aurait répliqué qu'on savait déjà tout ce qu'il avait, lui, à enseigner. C'est incroyable, mais l'histoire ne se répète-t-elle pas toujours?

Revenons aux faits : ils n'expriment pas que *Geocharis*, ou *Narcissus* ou *Leucojum*, ou *Erica*, etc. ont « traversé le Guadalquivir » en attendant que la « mer » devienne « fleuve » au Chattien ou au Quaternaire. C'est tout simplement que les souches de ces genres « existaient des deux côtés du

Guadalquivir», bien avant que la Péninsule Ibérique ne prit la géographie que nous lui connaissons. Les majestueux effondrements, abaissements, soulèvements, etc. de la Tyrrhénide qui, à partir du Crétacé, ont fait de l'Espagne et du Portugal ce qu'ils sont aujourd'hui, ont « passé au baltoir » les souches en question, et en ont tiré peu à peu les taxons « modernes ». Le processus, grâce auquel ces taxons ont évolué, est la *formation vicariante*. Tant qu'on insistera sur les « émigrations », les « centres d'origine », les « moyens », etc., chers à la « Geographic Distribution », on fera fausse



Fig. 5. — La distribution de *Narcissus serotinus* (côtes en trait épais, reliées par lignes en tirets); *N. elegans* (régions côtières, Méditerranée occidentale et centrale, en trait plein hachuré); *N. poeticus* (en pointillé; le triangle a marqué le *Næud Styrien* (« Styrian Center »). ONSERVATIONS : On remarquera le vicarisme, en général, de ces trois espèces, deux côtières (*N. serotinus*, *N. elegans*), une de montagne (*N. poeticus*). En détail : 1° Entre la Toscane et la Ligurie, ces trois espèces vicarient exactement en fonction de répartitions de grande étendue hors de cette région. Ce n'est donc pas l'écologie, le climat, etc., qui déterminent la distribution et la répartition en ce point; 2° Le *N. serotinus* « envahit » certaines vallées de l'Espagne et du Maroc (survivance par suite d'anciens canoïements); 3° Le *Næud Styrien* est au cœur de la répartition de *N. poeticus* dans trois directions différentes; 4° Cette espèce est arrêtée vers la Grèce par le « Sillon Transségéen », mais *N. serotinus* « remonte » de la Morée (Péloponèse) vers la Dalmatie; 5° Cette espèce évite la Mer Egée et ses arcs insulaires pour des raisons qui ne paraissent rien devoir au climat, à l'écologie, etc. Elle évite de même, pour des raisons analogues, la Cyrénétique et la côte Égyptienne.

route et on posera des questions qui, imposantes d'apparence si on le veut bien, ne serviront qu'à brouiller les idées de plus en plus. C'est à prendre ou à laisser.

Nous le répétons : ce qui se passe à l'heure qu'il est en biologie, en ce qui concerne la science du temps et de l'espace dans l'évolution, est un retour à l'état de choses qui régnait du temps de DESCARTES. Les adeptes de la « Geographic Distribution » et de ses dérivés jouent aujourd'hui le rôle d'Aristotéliciens en lutte contre des conceptions nouvelles. La question n'a rien à voir, en tant que telle, avec la science. Elle revient à une phase de *L'Histoire de la science*. Nos lecteurs se doivent de le savoir exactement,

car ceux qui l'ignorent ne peuvent espérer jamais bien comprendre l'état de la biogéographie de nos jours.

3. — (Fig. 5) Rien n'est plus frappant que le « vicarisme » géographique, taxonomique et écologique à la fois de *Narcissus poeticus* et, p.e., de *N. serotinus*. On remarquera aussi que si le *N. elegans* paraît empiéter sur l'aire du *N. serotinus*, le fait est que l'aire de *N. elegans* occupe, non seulement le secteur de la Méditerranée Occidentale, mais aussi Centrale qui « vicarie » souvent avec la Méditerranée Orientale<sup>1</sup>. Le « vicarisme » est un phénomène à aspects multiples, qui revient cependant, par sa raison d'être, à la formation d'unités nouvelles et jeunes par séries parallèles dans le temps, l'espace et la forme, à partir d'ancêtres jadis communs aux groupes vicariants. Cette formation est en général, surtout le fait des altérations géologiques qui, en agissant sur des groupes de plantes et d'animaux localisés dans un domaine particulier, à un moment donné de l'histoire du monde, ont déterminé ainsi les grandes cassures de la biogéographie. Ce qui advint à la *Tyrrhénide* est à l'origine de la répartition dans la région Méditerranéenne et, en grande partie, en Europe, tout comme ce qui est arrivé à l'antique *Gondwana* (13) a servi à modeler la répartition des terres et des îles qui se trouvent aujourd'hui sur le pourtour de l'Océan Indien. Rien n'a été fait au hasard. L'erreur d'avoir cru que la répartition est une affaire d'« émigrations » au gré de « moyens » de fortune, n'a pas été moins malheureuse pour la pensée biologique que ne le fût jadis, pour la pensée astronomique, l'erreur de « vouloir » que le soleil tournât autour de la terre. Il suffit d'une seule erreur de ce genre pour brouiller les idées pendant des siècles.

On se demande, en effet, comment on a pu croire que la répartition est l'œuvre d'« émigrations » de fortune. Personne ne niera que la répartition à venir se fera nécessairement à partir de la répartition de notre époque (13). Si tel est le cas, la répartition de notre époque est elle-même forcément le produit de celle des âges révolus. Or bien, il suffit de regarder autour de nous pour se rendre compte du processus qui est responsable de la formation d'unités nouvelles. C'est le « vicarisme » de la façon la plus claire. Les mauvaises herbes elles-mêmes n'y apportent aucune exception vraiment valable (14), et tout naturaliste sagace et observateur (voir, p.e., Marie-VICTORIN sur la flore du Canada (14), PERRIER DE LA BATHIE sur la flore des montagnes de Madagascar (14), HUMBERT sur la biogéographie d'anciennes Cucurbitacées malgaches (13), AUBRÉVILLE sur la flore Africaine (3), M<sup>me</sup> JOVET-AST pour les Hépatiques (35)) est au courant du fait. L'émigration, si jamais elle se produit, s'intègre dans le vicarisme à titre secondaire. Si le jour vient où, grâce à *Homunculus*, le monde tout entier ne sera plus qu'un repaire de mauvaises herbes, au sens littéral et figuré du terme, les lois de la nature ne seront pas péri-mées pour autant. *Homunculus* lui-même est un objet naturel.

1. Nous regrettons vivement, une fois de plus, de ne pas connaître l'écologie, etc., de *N. serotinus* et de *N. elegans*. Des rapports fort intéressants se laissent deviner entre la morphologie, la biogéographie, l'écologie, etc. de ces espèces, au bénéfice de botanistes mieux informés que nous.

A en croire la « Geographic Distribution » (21), l'aire de *N. poeticus* serait à attribuer à des émigrations venues de l'Espagne du Nord-Est. D'après notre conception de la biogéographie, il en est tout autrement. Nous ferons remarquer que l'aire de ce Narcisse englobe des secteurs de haute importance pour la répartition des plantes et des animaux (région de Savone, en Ligurie (12), les monts des Maures et les Alpes de Tende et de Lantosque (13), la Styrie en général (13)). On ne négligera pas d'observer que des types de distribution qui associent très nettement la Méditerranée aux côtes Atlantiques de l'Europe sont bien connus autant dans le monde des plantes (13) que dans celui des animaux (33). Souvent d'apparence insignifiante dans le détail, ces distributions, prises dans l'ensemble, font partie, bien au contraire, de formidables enchaînements d'évolution dans le temps et l'espace par la forme.

Nous dirons donc que le *N. poeticus* provient d'ancêtres qui, établis sur ce qui fut la Tyrrhénide du Jurassique et du Crétacé, sont devenus, pas à pas, moins « narcissoïdes » et plus *Narcissus* pour passer enfin à l'état de *poeticus*, sensu lato et sensu stricto<sup>1</sup>, autour d'anciens nœuds d'évolution lesquels, d'après nos cartes, s'appellent les Monts des Maures, la Styrie, etc., etc.

L'incroyable complexité des types de distribution qui appartiennent en particulier à tel ou tel groupe, que ce soit de *Narcissus*, *Gentiana*, *Crepis*, ou d'Insectes variés (13) fond, grâce à la biogéographie scientifique, dans la simplicité de quelques principes fondamentaux valables pour tous à la fois. Immense par la variété de ses apparences, la distribution est toute pareille à un étalage de cristaux dont aucun n'est exactement le même que les autres. Néanmoins, ce qui semble immense à l'œil est, au fond, peu de chose pour l'esprit capable d'atteindre ce qui se cache sous les apparences. Il faut un HAÛY à la biogéographie. Or, HAÛY fut français. Sera-ce encore en France que la pleine lumière sera faite sur nos problèmes?

4. — (Fig. 6) La distribution de *Narcissus pseudonarcissus*, sensu amplo, s'étend à l'ouest et au sud d'une ligne qui court à peu près entre le Zuiderzee et le Golfe de Venise, et s'arrête au Détroit de Gibraltar et au sud de l'Italie du Nord. C'est, à l'œil nu, une distribution de type fort ordinaire, mais elle cache en réalité des enseignements précieux. Voici ce qu'on remarquera pour commencer : 1° Elle revient, *tout à fait en*

1. La « Geographic Distribution » et ses dérivés ont eu le tort de confondre l'origine de l'espèce avec l'origine de ce qui correspond à un binôme, c'est-à-dire, ont pris ce qui est en toute réalité un processus biologique de formation pour une question de classification (13-14). C'est un faux départ qui a asservi la biogéographie à la classification à partir de 1859. Comme processus, et ceci surtout en biogéographie, l'origine de l'espèce est au fond la même chose que l'origine de la famille, etc. Notre point de vue ne nie aucunement l'importance de la classification exacte, etc., mais refuse de subordonner ce qui revient de plein droit à la biogéographie, comme science indépendante, à des considérations qui lui sont foncièrement étrangères. La synthèse exige au préalable l'analyse exacte que chaque science doit accomplir pour son compte, d'après ses principes, et par ses propres moyens. Asservir la biogéographie à la classification, pour commencer, signifie nuire aux deux à la fois.

général (13), au type « atlantique »; 2° Elle évite les Baléares, la Corse et la Sardaigne, l'Italie du Centre et du Sud, ce qui répond d'autre part au fait que ce Narcisse n'est représenté que par deux formes (voir fig. 6, triangles 1, 2) au sud du Tage. Ces deux formes (*N. nevadensis*, *N. longispalhus*) ne constituent pas un vrai centre de masse sur l'Espagne Bétique, (voir par contre *N. juncifolius*, fig. 2), et ne sont

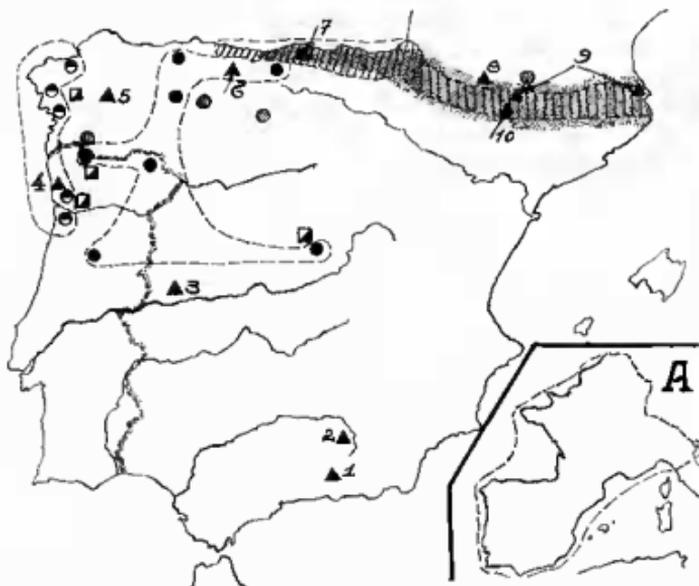


Fig. 6. — La distribution de *Narcissus pseudo-narcissus*, sensu amplo.

Carte A : La distribution générale de cette espèce.

Carte principale : La distribution de *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, dans la Péninsule Ibérique et la région des Pyrénées. Triangles : 1 = *N. accadensis*; 2 = *N. longispalhus*; 3 = *N. confusus*; 4 = *N. Johnstonii*; 5 = *N. lagoi*; 6 = *N. leonensis*; 7 = *N. tortuosus*; 8 = *N. parviflorus*; 9 = *N. macrolobus*; 10 = *N. alpestris*. Cercles : noir en haut = *N. cyclamineus* (voir aussi fig. 4 B); noir = *N. asturicensis*; rayés = *N. nobilis* (remarquer la station dans les Pyrénées à la droite du triangle 8). Carrés : noir à droite = *N. portensis*; aire rayée en diagonale (Pyrénées occidentales, monts Cantabriques) = *N. hispanicus*; aire rayée perpendiculairement (Pyrénées) = *N. abscissus*; aire sablée = *N. pallidiflorus*.

par conséquent que des relictés sur d'anciens terrains de la Meseta au sud du Guadalquivir; 3° C'est sur la vieille Meseta du Nord-Ouest de la Péninsule Ibérique et dans les Pyrénées que *N. pseudo-narcissus* a le gros de ses formes. Le *N. cyclamineus* est toutefois une espèce de la marge de la Meseta (voir aussi fig. 4 B).

On pourra discuter si *N. pseudo-narcissus* appartient ou non à la Tyrrhénide. Notre avis est que : 1° Si on entend la Tyrrhénide au sens conventionnel du terme (axe : Espagne Bétique-Baléares Corse et Sardaigne-Toscane), la distribution de ce Narcisse n'est pas de type Tyrrhénide;

2<sup>o</sup> D'autre part, ainsi que *Anillus* et ses alliés du groupe *Geocharis Rhegmalobius* nous l'ont montré, la Tyrrhénide, au sens large, englobe une partie au moins de la France et de l'Italie du Nord, et on ne peut nier que la Meseta Ibérique en ait fait un jour partie; 3<sup>o</sup> Quoi qu'il en soit, et sans pour cela nous appesantir sur des adjectifs que chacun peut toujours étirer ou restreindre à sa façon, *N. pseudo-narcissus* est sans doute une très vieille espèce dont les proches ancêtres — tout comme ceux de *N. jonquilla* — (voir fig. 2), vivaient dans la Péninsule Ibérique avant le Tertiaire. A cette époque, pensons-nous avec JEANNEL, les terres, devenues plus tard cette péninsule, faisaient partie de la Tyrrhénide, sensu lato. Nous n'irons pas plus loin, car nous savons déjà à quoi nous en tenir pour l'essentiel, et l'analyse biogéographique ne cherche pas à discuter des questions de mots, qui n'apporteraient rien à la bonne compréhension d'un problème de son ressort. Penser sans dire vaut mieux que dire sans penser.

Une analyse biogéographique de la distribution de *N. pseudo-narcissus*, qui se voudrait complète, serait fort exigeante. En fait, elle imposerait : 1<sup>o</sup> Une connaissance précise de la morphogénie de *Narcissus*, en particulier, et de ses alliés en général. Par exemple : la zygomorphie florale de *N. bulbocodium* (genre *Corbularia* de certains auteurs) même loin (13); et on ne peut espérer bien juger du coefficient de variabilité qui détermine la taxonomie d'un groupe, si l'on ignore ce qu'il « peut donner »<sup>1</sup>. 2<sup>o</sup> Une notion étendue de l'écologie de chaque forme, ce qui veut dire une connaissance détaillée des aires au point de vue géologique, climatique, pédologique, sociologique, etc. 3<sup>o</sup> Une complète maîtrise de la classification de *Narcissus* et, si possible des Amaryllidacées, autant en ce qui concerne la taxonomie que la systématique et la caryologie. 4<sup>o</sup> Enfin, une bonne idée des *principia botanica* tels que nous les entendons.

L'état de notre connaissance (de notre ignorance, dirions-nous plutôt), nous empêche de remplir toutes ces conditions. Toutefois, il n'est pas impossible que le niveau des connaissances, que la botanique croit posséder aujourd'hui au sujet de beaucoup de choses, mette tous ceux qui la professent, plus ou moins sur le même pied. Nous osons donc suggérer à titre d'hypothèse de travail, si on veut bien ne pas le prendre autrement, ce que voici : — 1<sup>o</sup> Le type de distribution qui rallie la Sierra Nevada bétique (voir *N. nevadensis*) à la Meseta du Portugal du Nord-Est, de la Galice, du Léon, etc. (voir *N. asturiensis*), et qui, à partir de la Serra de Caramulo, (22) atteint La Corogne (voir fig. 4 B, *N. cyclamineus*) est très

1. FERNANDES a écrit à ce sujet (22) des notes fort intéressantes. VALLET a figuré en 1633 un « *Narcissus hispanicus* minor amplo (sic) calice foliis reflexis » qui devint, en 1816, *N. cyclamineus* D.C. Pratiquement inconnu, depuis, des botanistes et collecteurs, ce Narcisse fut « exécuté » en ces termes par HERBERT (*Amaryllidaceae*, 1837) : « An absurdity which will never be found to exist ». C'est en effet un « drôle de Narcisse », (pas plus cependant que « *Narcissus Corbularia* », *bulbocodium*, à notre sens) que la fantaisie populaire a nommé dans sa patrie d'origine « *martelinhos* » (petits marteaux) et *puerinhos* (petits pois). HERBERT ne savait donc pas ce que le genre *Narcissus* pourrait donner; et nous croyons toujours qu'on ne le saura pas, tant qu'on ne comprendra pas la « fleur » autrement qu'on ne le fait aujourd'hui.

certainement fort ancien. On n'oubliera pas, par exemple (45), que les sommets paléozoïques de la Sierra Nevada et la Serrania de Ronda (dans l'ouest de la province de Malaga) furent parmi le peu de points qui échappèrent aux submersions du Crétacé et représentent des restes de la « Cordillère Hésperide » de la Péninsule Ibérique pré-tertiaire. Si la « Geographic Distribution » est prête à dire n'importe quoi à ceux qui veulent le croire, aucun naturaliste de bon sens ne voudra admettre que ce fut un corbeau qui laissa choir les graines de *N. nevadensis* sur la Sierra Nevada au sud de Grenade, et une grive qui apporta celles de *N. longispachus* à la Sierra Lucena (ou Magina) — la carte de distribution qui est entre nos mains est hélas, fort sommaire — au nord de cette même ville.

— 2° Il est donc possible que les formes qui sont de l'affinité de *N. pseudo-narcissus* représentent des états variés, soit : a) Des relictés de population dont *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, serait lui-même le descendant; b) Des formes en lente évolution par formation vicariante d'anciennes souches de pseudo-narcissus; c) Des néo-endémismes naissants; d) Des mutations, pour le moment du moins, fort localisées<sup>1</sup>; e) Des relictés de souche *pseudo-narcissus* en survivance précaire par suite de défrichements, modifications de climat, etc.

— 3° Le secteur des Pyrénées apporte au cadre de la formation de *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, un élément d'orogénèse assez violente à partir de l'Oligocène. Naturellement, ce mouvement de surrection a siguillonné la formation vicariante, causé des extinctions et des émigrations locales, forcé à l'adaptation en hauteur, provoqué et suspendu des phases d'isolement, etc. Ces modifications s'ajoutent naturellement, aux effets de l'évolution et de la répartition qui, à pas plus lents, ont suivi et suivent toujours leur cours sur la Meseta. On n'oubliera pas que : la répartition n'est jamais moins compliquée que la géologie historique du domaine qui lui correspond.

— 4° Quatre stations (voir fig. 6) de la distribution Ibérique de *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, nous paraissent particulièrement instructives. L'une concerne *N. asturiensis* de la Sierra de Guadarrama au nord de Madrid, et là même ce Narcisse est associé à *N. portensis*. Ces deux « espèces » se retrouvent unies sur la frontière hispano-portugaise au nord-est d'Oporto, conjointement avec le *N. nobilis*. A partir de cette région, le *N. nobilis* « émigre » vers l'est et le nord au long d'un axe : Altos de Léon — versant méridional des Monts Cantabriques, pour traverser enfin les Pyrénées vers leur centre. Le secteur allant, en gros, d'Oporto à la haute vallée du Rio Lima et à l'embouchure du Minho, est particulièrement riche en Narcisses, car, outre *N. asturiensis*, *N. portensis* et *N. nobilis*, on y trouve deux autres « espèces », *N. Johnstonii* (particulier à la région) et *N. cyclamineus* (voir aussi fig. 4 B). Nous déduisons de cette distribution et de cette formation ce qui suit : a) *N. pseudo-narcissus*, sensu amplo, est évidemment une très vieille espèce inféodée à l'Espagne de la Meseta, c'est-à-dire aux anciennes montagnes de l'Ibérie Crétacée. Les deux

1. Un excellent exemple de mutations de ce type est fourni par *Bidens paupercula* Sherff var. *flitrostris* P. Taylor (28).

(petites) espèces au sud du Tage (*nevadensis* et *longispatha*) sont presque à coup sûr des relictés bien antérieures à l'orogénèse Bétique; b) *N. nobilis* n'a pas « traversé les Pyrénées ». Ce sont les Pyrénées qui, dans leur émergence et leur surrection Tertiaire, ont trouvé ce Narcisse sur place, ou tout près et en ont ainsi déchiqueté l'aire, qui est aujourd'hui inféodée tantôt à de très vieilles montagnes (Altos de Léon), tantôt à des montagnes d'origine géologique récente (Pyrénées). Le *N. nevadensis* dans la Sierra Nevada au sud de Grenade est exactement dans le même cas que le *N. nobilis* sur le versant nord des Pyrénées. On remarquera que ce n'est donc pas l'âge de la montagne qui détermine l'âge de l'espèce (ou du taxon) puisque de très vieilles espèces (14) peuvent très bien être rencontrées sur de très jeunes terrains. On appréciera ainsi, toute l'étendue de l'erreur dont se rendent responsables les naturalistes qui veulent dater des « émigrations » de fantaisie par des « ponts » imaginaires; c) *N. cyclamineus* et *N. calcicola* (voir fig. 4 B) ne sont pas des formes typiques de la *Meseta*, ainsi que le sont, par exemple, *N. asturiensis* et *N. portensis*. Elles appartiennent au contraire à la *marge de la Meseta*, dans un secteur dont l'histoire biologique et géologique a été profondément influencée (voir plus haut) par les effondrements et les soulèvements qui ont modelé la côte du Portugal de nos jours. Il est donc certain — pour nous du moins — que les stations qui comptent le plus au sens de la biogéographie, dans la distribution Ibérique de *N. pseudo-narcissus* sensu amplo, sont : 1. La Sierra Nevada au sud de Grenade; 2. La Sierra Guadarrama et la Sierra de Gredos (d'après la carte entre nos mains, c'est ici que pourrait être, dirait-on, localisé le *N. confusus*) au nord et à l'ouest du plateau de Madrid; 3. La région au nord et à l'est d'Oporto, surtout entre la vallée du Tamega et le bas Minho; 4. Les Pyrénées Centrales entre les Basses Pyrénées et l'Ariège. Ces quatre stations, d'apparence « décousue » sur la carte géographique actuelle, sont au contraire de haute importance pour l'intelligence de la biogéographie de *Narcissus*, et en général.

En arrêtant ici notre analyse — hélas, par trop sommaire — des cartes de la distribution de *Narcissus* que nous tenons des beaux travaux de FERNANDES, nous nous permettons de rappeler ce que voici : 1° L'analyse des faits est le but suprême de la science. En prêtant l'attention nécessaire à ce but et aux moyens d'analyse effective, au pouvoir de la « Geographic Distribution » et de la pan-biogéographie respectivement, nos lecteurs sauront juger exactement des deux. Nous les prions instamment de faire leur choix et de ne pas mélanger les deux à l'avenir. Le précepte biblique, suivant lequel personne ne peut servir deux maîtres à la fois, est parfaitement vrai aussi dans les sciences. On peut croire entièrement aux « centres », « émigrations », « moyens » de la « Geographic Distribution » et de tous ses produits, ou pas du tout. Y croire et ne pas y croire en même temps désaxe la pensée, la rend incapable de discerner ce que le bon sens recommande dans le cas particulier étudié, conduit, en somme, à une parodie de tout ce qui revient au temps et à l'espace dans l'évolution. La pan-biogéographie n'est pas une théorie de plus : elle est une nouvelle conception. — 2° On a le droit d'attendre de l'analyse pan-biogéographique

des résultats bien au-delà de ceux qui nous reviennent personnellement. Nous n'avons fait que commencer ce que d'autres, meilleurs que nous, mèneront un jour, beaucoup plus loin et beaucoup plus à fond. La science du temps et de l'espace dans l'évolution attend peut-être encore son HAÛY.

## F. L'IBÉRIE BIOGÉOGRAPHIQUE

Les adeptes de la « Geographic Distribution » ont cru pendant longtemps que le but suprême de cette « science » était de répartir le monde vivant sur les « domaines » homogènes par leur « phytogéographie » et



Fig. 7. — La distribution de trois Hépatiques : *Frullonia nervosa* (tirets et points), *Riccia armatissima* (trait continu), *Marchesinia mackayi* (sablée).

« zoogéographie ». Aujourd'hui, ce « sport » ne rencontre plus la même faveur que jadis, car on s'est aperçu de sa futilité. Toutefois, fort nombreux sont les naturalistes qui, même de nos jours, se soucient très sérieusement d'appliquer avec la plus grande exactitude possible, des adjectifs de distribution tels que : « atlantique », « méditerranéen », etc., et pensent que c'est la biogéographie qui l'exige.

Nous en doutons. Pour nous, on peut *comprendre* la nature sans difficulté dans la plupart des cas, mais en *définir* les manifestations par des termes de notre choix est presque à coup sûr impossible. Une exception « malencontreuse » se présente presque toujours et s'avère insurmontable, ruinant les espoirs les plus beaux, et les subtilités les plus savantes. Évidemment, la nature et nous, ne raisonnons pas exactement de la même manière, et ce n'est jamais par des mots seulement qu'on peut réussir à faire s'accorder des modes différents de la pensée. Il faut y mettre des idées que, naturellement, il faut avoir déjà toutes faites. C'est bien là ce qui est le plus difficile.

Prenons par exemple la distribution de trois Hépatiques des Iles du

Cap Vert *Frullania nervosa*, *Riccia armatissima* et *Marchesinia mackayi* (fig. 7) étudiées par M<sup>me</sup> Jovet-Ast (35). Ces cryptogames sont à la fois « macaronésiennes », « atlantiques » et « méditerranéennes » au sens large de la chose, car toutes les trois correspondent de toute évidence au même cycle de translation et de formation. S'il est vrai que *Frullania nervosa* n'est que « macaronésienne », et que *Riccia armatissima* est surtout « méditerranéenne », *Marchesinia mackayi* surtout « atlantique », le fait est que cette dernière occupe une partie suffisante des côtes de l'Italie et de la Dalmatie pour exiger qu'on lui reconnaisse le droit de se dire « méditerranéenne » même en étant surtout « atlantique ». Pour tourner la difficulté (35) on a proposé de classer *M. mackayi* comme : « atlantique avec avant-postes méditerranéens », ce qui, correct à titre descriptif, n'est peut-être pas absolument satisfaisant comme explication.

Que dirait-on en effet, de *Cneorum* et des *Anillini*? Sont-ils des « américains » en Europe ou des « européens » en Amérique? Est-ce que le phytogéographe cubain sera le mieux assis dans ses droits en voyant dans *Cneorum* une « forme méditerranéenne immigrée par des moyens mystérieux aux Antilles », ou sera-ce le zoogéographe italien qui ferait d'*Anillus* « un élément transatlantique qui a atteint la Toscane par des moyens inconnus »? A quoi bon des litiges de ce genre?

Pour nous, la carte de la distribution de *R. armatissima* et de *M. mackayi* ne dit rien qui puisse être exprimé convenablement par des adjectifs désignant l'origine, quels qu'ils soient. Nous y voyons plutôt ce que voici :

1<sup>o</sup> Les Hépatiques (et en général, les plantes et les animaux des Iles du Cap Vert) se rattachent, respectivement, aux Açores, aux Iles Britanniques et à l'Italie Centrale<sup>1</sup> par trois grands axes, qui portent témoignage des rapports tectoniques et biologiques différents dans le passé constituant un prélude nécessaire à la distribution de nos jours.

2<sup>o</sup> Les distributions de *R. armatissima* et de *M. mackayi* sont évidemment vicariantes à partir d'un secteur partagé en commun : Cap Vert-Canaries<sup>2</sup>.

1. Nous ne pouvons nous occuper ici des rapports biogéographiques du « Domaine Macaronésien » avec l'Amérique et l'Afrique. Nous renvoyons nos lecteurs à tous nos travaux. Comme information générale, le chapitre « Les Iles Atlantides » par JEANNEL (33.) vaut assurément la peine d'être lu. Ce qu'il rapporte comme faits, surtout des insectes vaut aussi pour le reste de la Vie. En tout cas, nous nous rangeons complètement à l'opinion de JEANNEL (33.) à savoir, que les « Iles Atlantides » ne sont aucunement « océaniques ». Des Iles d'apparence très « jeune » (14.) peuvent en réalité être très « vieilles ». D'ailleurs, ainsi que nous l'avons vu plus haut, l'âge de la montagne (et de l'Ile) ne dit pas, à coup sûr, celui de l'espèce, loin de là.

2. On ne saurait s'étonner si, orientée sur un axe : Cap Vert-Canaries-Italie Centrale, la distribution de *R. armatissima* laisse de côté Madère et les Açores qui sont « envahies », au contraire, par *M. mackayi*. Rien n'est « local » en biogéographie. L'extinction peut toujours modifier profondément une carte de distribution mais, en principe, cette carte demeure fidèle à l'essentiel de ce qui lui est imposé par les lois générales de la répartition. Ces deux Hépatiques en portent témoignage d'une manière assez nette.

3° Ce « vicarisme », du moins pour ce qui est de la Péninsule Ibérique, de la France et de la Méditerranée en général, ne manque aucunement de précédents comparables chez les Insectes. Ses raisons d'être sont donc sensiblement pareilles dans les deux règnes de la Vie.

4° On remarque chez ces deux Hépatiques des bizarreries apparentes de distribution (p.e. occupation de la Dalmatie, de certaines parties de l'Italie) qui se rencontrent aussi (fig. 5) chez les Insectes et les Narcisses.

5° C'est à la partie nord et ouest de la Péninsule Ibérique qu'est échue la distribution de *M. mackayi* alors que la partie sud et est, en revient à *R. armatissima*.

6° S'il pouvait être vrai que l'aire de *R. armatissima* soit plus « chaude » que celle de *M. mackayi*, on n'expliquerait toujours pas comment et pourquoi le climat et l'écologie ont permis à l'espèce « froide » (*M. mackayi*) de s'installer en Italie du Sud et d'occuper une enclave en Dalmatie. Par contre, on comprend aisément qu'à partir de l'Espagne Bétique, *R. armatissima* ait pu « envahir » les Baléares, la Sardaigne et la Corse. Cette espèce est évidemment inféodée par sa répartition à la *Tyrrhénide* au sens classique du terme, alors que *M. mackayi* ne l'atteint que grâce à des points de contact (voir fig. 5 : *Narcissus poeticus*) dans les Alpes-Maritimes.

En conclusion, les Hépatiques en question rentrent fidèlement dans le même ordre biogéographique que celui que nous avons analysé en nous appuyant sur *Narcissus*, *Leucojum*, *Lapiedra*, *Cheorum*, etc. *Le tout revient aux mêmes principes et à la même méthode d'analyse, car les causes et les effets en sont les mêmes, bien que chaque groupe s'exprime à sa façon propre en ce qui concerne les détails de sa distribution.*

Nous ne nierons pas, naturellement, que les Hépatiques de l'île du Cap Vert aient un caractère « méditerranéen » dominant, mais nous affirmerons, en même temps, que ce caractère leur est acquis en vertu d'un passé géologique et biologique qui excède de beaucoup ce qui pourrait être dû à la géographie de la Méditerranée de nos jours. C'est la *Tyrrhénide* autant que la *Téthys* qui sont ici « dans nos papiers », et ces vieilles terres (et mers) n'ont rien de « platonique » pour nous car c'est grâce à elles que nous pouvons saisir d'un seul coup, non seulement ce qui appartient à la biogéographie de l'Europe et de la Méditerranée actuelles, mais aussi les rapports que ces domaines entretiennent dans leurs distributions avec les autres continents.

Les géologues nous disent que de vastes effondrements ont modelé les côtes de la Péninsule Ibérique et que, durant le Tertiaire, des montagnes (Cordillères Bétiques, Pyrénées) se sont élevées qui en ont modifié la surface. Il suffit de jeter un coup d'œil sur la distribution de certaines Hépatiques (2) pour en constater les résultats. *Riccia ciliifera* (fig. 8 A) est établie sur la Meseta et ses marges dans l'Ibérie du Nord-Ouest; elle rompt ses attaches avec elle à un nœud classique marqué par les environs de Sétubal (Serra de Arrábida) au sud de Lisbonne, et réapparaît au Maroc Occidental. *Leucojum* nous a appris (voir fig. 3) que cette interruption aurait pu être évitée par un « détour » qui lui eût fait traverser

le Guadalquivir. Une autre espèce, *Riccia lamellosa* (fig. 8 B) a suivi ce détour en ajoutant à sa distribution deux stations sur le secteur évité par *Narcissus triandrus* (voir fig. 4 A). Affermie ainsi en Espagne Bétique, cette Hépatique a occupé l'Espagne du Sud-Est et les Baléares. Toutefois, elle manque dans le secteur Africain au nord de l'Ouadi Sébou et à l'ouest de la Moulouya. *Riccia macrocarpa* rattache par des stations isolées (fig. 8 C) la Galicie et les monts du Portugal Méridional (Serra Monchique)

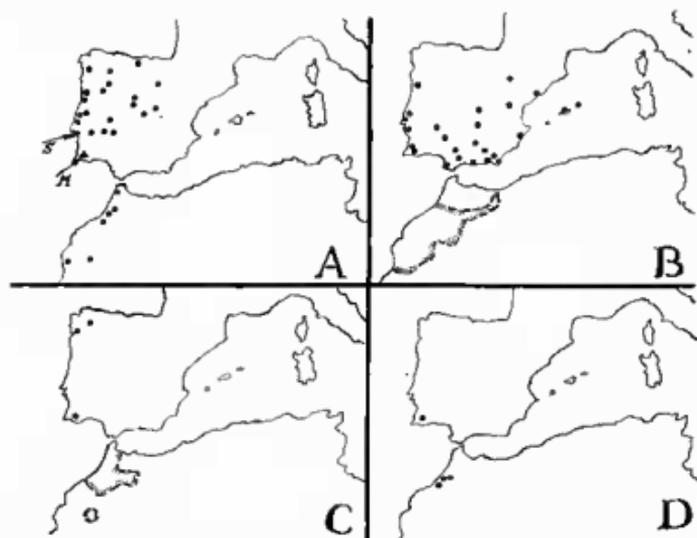


Fig. 8. — La distribution de quelques Hépatiques (*Marchantiales*) communes à la Péninsule Ibérique et au Maroc. Les flèches **S** et **M** (carte **A**) marquent, respectivement, la région de Sétubal (*Serra de Arrábida*; voir aussi fig. 4 B), et celle de la *Serra Monchique*. Carte **A** : *Riccia ciliifera*; Carte **B** : *Riccia lamellosa*; Carte **C** : *Riccia macrocarpa*; Carte **D** : *Ezormolheca pustulosa*. La distribution marocaine est généralisée (en tirets sautés) dans les Cartes **B** et **C**

et occupe surtout le nord du Maroc. *Ezormolheca pustulosa* « saute », sans plus, (fig. 8 D) de la *Serra Monchique* à la région de Rabat. M<sup>mes</sup> ALLORGE et JOVER remarquent (2) que cette même espèce répandue des Açores à l'Italie, est à désigner comme *atlantique-ouest méditerranéenne*, mais elle se présente comme *atlantique* dans la Péninsule Ibérique et au Maroc, où elle est inféodée à des habitats chauds et humides.

On admettra sans la moindre difficulté, que si le climat n'avait pas été favorable à cette espèce, ni dans la *Serra Monchique*, ni aux environs de Rabat, elle serait aujourd'hui inconnue, *par suite d'extinction*, dans les régions où elle est signalée. Toutefois, le climat n'explique pas toujours les types de distribution que nous venons de voir. Ces types sont à rapporter, par les interruptions et les singularités qu'ils

présentent, aux effondrements qui ont modelé les côtes de la Péninsule Ibérique et du Maroc. Ils sont la contre-partie biogéographique des types de distribution attestés par le *Narcissus cyclamineus* et le *N. calcicola* (voir fig. 4 B). Ces espèces ont pu se cramponner pour ainsi dire, à la marge effondrée de la Meseta, alors que *Riccia ciliifera*, *R. macrocarpa* et *Exormotheca pustulosa* ont tout simplement été englouties, « corps et biens », par ces effondrements dans les secteurs où leur aire est aujourd'hui interrompue. Il reste possible que les changements de géographie, de climatologie, etc., qui ont fait suite à ces effondrements (voir analyse de *Narcissus triandrus* plus haut) aient amené la disparition de ces Hépatiques de certaines régions de la Péninsule Ibérique et du Maroc qu'elles eussent continué à occuper autrement; mais cela ne change en rien le cadre de leur biogéographie dans son ensemble. En tout cas, la Serra Monchique et ses environs reviennent avec une remarquable constance dans la répartition des Marchantiales si heureusement étudiées par M<sup>mes</sup> ALLORGE et JOVER. Sur les douze espèces, figurées dans leurs travaux, cette localité n'est absente que pour quatre, dont une (*Riccia atomarginata*) manque au Maroc du Nord, et est nettement à rattacher (2) à l'Espagne Bétique, sensu stricto, et à Majorque, ce qui se passe de commentaire.

On se rendra aisément compte, d'après ce qu'on vient de voir, de la difficulté foncière de diviser la Péninsule Ibérique en « domaines » nettement définis, soit par des limites géographiques, soit par l'usage d'adjectifs qualificatifs d'origine et de distribution (atlantique, ouest-méditerranéen, etc.). Il est évident que la biogéographie du secteur occidental de cette Péninsule et du Maroc a été puissamment influencée par l'histoire géologique de tout l'Atlantique Oriental autant au point de vue de la distribution de certaines formes (p.e., *Narcissus calcicola*), qu'à celui des interruptions constatées dans la répartition des Hépatiques que nous avons figurées. Mieux encore : les Iles Atlantiques (Cap Vert, Canaries, Madère, Açores) jouent dans ce domaine le rôle biogéographique qui échoit aux îles côtières du Vénézuéla, et, de façon tout à fait générale cette fois, aux innombrables chaînes d'îles, etc., qui partout dans le monde (14) correspondent à la répartition de type *horstien*. Ce même rôle est d'ailleurs rempli à l'intérieur de la région méditerranéenne (13) par les Baléares, la Sardaigne, la Corse, les îles de la Mer Égée, etc.

En conclusion : pour nous, la biogéographie est une science d'analyse dont le but n'est aucunement de cataloguer ce qui concerne la distribution et la classification, mais de rechercher les raisons qui font de la distribution et de la classification ce qu'elles sont. La pan-biogéographie qui fournit la méthode d'analyse nécessaire pour le faire, n'est donc aucunement une nouvelle « théorie », mais une conception nouvelle des rapports du temps, de l'espace et de la forme dans l'évolution. Nous savons que cette analyse peut atteindre, par l'emploi en synthèse, des données de la géologie, de l'écologie, de la phylogénie, de la cytogénétique, de l'évolutionisme, etc., une remarquable précision. Naturellement, c'est le climat de la pensée qui doit changer, car, tant qu'on aura de la biogéographie la fausse

image qui en a été donnée par la « Geographic Distribution » et ses produits, rien ne se découvrira de ce qui est cependant aujourd'hui déjà à portée de nos mains.

On peut sans doute comprendre la biogéographie de la Péninsule Ibérique et du monde entier sans grande difficulté. Peut-on en dresser le tableau au moyen d'adjectifs de limites géographiques arbitraires, etc.? Nous ne le croyons pas.

## G. L'AGE DES AMARYLLIDACÉES

L'âge des Amaryllidacées est fonction p. e., de celui de *Narcissus calcicola* et *Lapiedra Martinezii*, exactement comme l'âge de ces deux espèces est fonction de l'âge des Amaryllidacées et des Angiospermes en général. Il n'est rien dans la nature qui soit « global ». Elle travaillait bien avant qu'*Homunculus* fût de ce bas monde avec ses distinctions, ses catégories, ses explications, ses définitions, etc., etc. Greffer tout cela sur l'œuvre de la nature, mais sans faire violence ni au scion ni au sauvageon, c'est de la science autant que de l'art : de l'art par la pensée et l'imagination, de la science par la conduite précise de la recherche et la netteté des conclusions. Serait-il possible que la « Géographic Distribution » et ses produits manquent à la fois des deux? Si oui, le cas serait loin d'être unique dans l'histoire de la pensée. Si on a pu voir la cosmogonie de PROLÉMÉE reconnue fautive dès ses débuts, régner pendant quinze siècles, la « Geographic distribution » et ses produits nés en 1859, auraient encore une probabilité de vie assez longue. On devrait y réfléchir, tous les naturalistes avec nous.

La classification des Amaryllidacées cette énorme famille très variée par la morphologie de son grain de pollen (17) et, en tout cas rapprochée des Liliacées (42), n'est toujours en rien vraiment sûre. HUTCHINSON, du moins (32), y voit treize tribus que voici : *Agapanthées*, Afrique australe et tropicale; *Hémanthées*, Afrique australe et tropicale; *Gillésiées*, Amérique du Sud (Pérou, Chili); *Eustéphées*, Amérique du Sud (Andes surtout); *Ixoliriées*, Asie Centrale et occidentale; *Galanthées*, Europe, Asie occidentale; *Narcissées*, Eurasie (en Méditerranée surtout), Afrique tropicale occidentale; *Amaryllidacées*, Afrique australe et tropicale, Asie occidentale (Iran); *Crinées*, Afrique australe, Amérique, Europe, Asie tropicale, Malaisie; *Zéphyranthées*, Afrique australe, Amérique, Europe; *Eucharidées*, Amérique tropicale (Andes surtout), Canaries, Méditerranée, Asie tropicale, Australie; *Hippéastrées*, Amérique (du Mexique à l'Argentine), Asie occidentale, Extrême-Orient (Chine, Japon); *Alliées*, Amérique (surtout Californie et du Mexique au Chili), Europe, Afrique du Nord, Asie.

Nous ignorons quelle peut être la valeur systématique de ce tableau, ce qui n'empêche aucunement que nous puissions l'examiner objectivement au point de vue de la biogéographie. En le prenant de ce point de vue,

nous remarquons tout d'abord des *centres de masse* en Afrique australe et tropicale (*Agapanthées*, *Hémanthées*) en Amérique tempérée et tropicale (*Gillésiées*, *Eustéphées*), en Eurasie occidentale et centrale surtout (*Leoliriées*, *Galanthées*), mais aucun *centre de masse* nettement défini comme tel sur le Pacifique central et occidental<sup>1</sup>.

C'est à souligner, car c'est bien là qu'au contraire est situé un centre formidable d'angiospermie. Naturellement, aucun de ces *centres de masse* ne pourrait être le « centre d'origine » des Amaryllidacées prises dans leur ensemble, à moins qu'on veuille *imaginer* à tout prix un point de la carte du monde actuel d'où ces plantes auraient émigré partout ailleurs. Nous

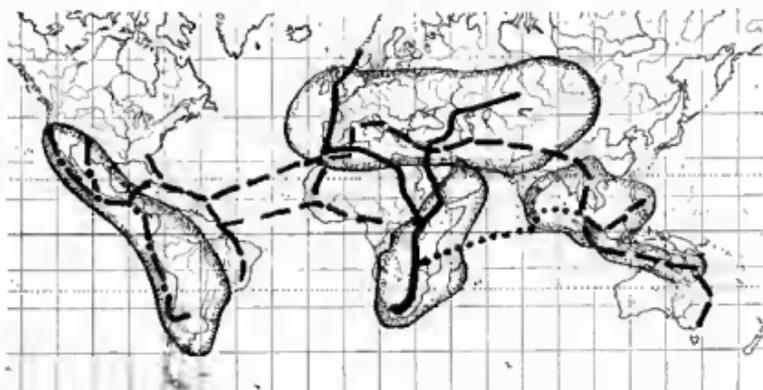


Fig. 9. — Les centres de masse principaux des Amaryllidacées actuelles et tracés des grandes pistes qui les raccordent.

n'en voyons aucunement le besoin, quitte à supposer que l'origine première de cette famille des Liliacées et de leurs alliées soit probablement à rechercher, comme pour les Angiospermes en général, dans l'hémisphère sud. Quoiqu'il en soit, les treize Tribus des Amaryllidacées et les vingt-huit Tribus des Liliacées (32) ont dû rejoindre dès les premiers temps de l'angiospermie — soit en fait pendant la pré-angiospermie — les domaines qui leur appartiennent aujourd'hui encore. Si la géographie de notre monde a bien changé depuis, *la loi de la formation vicariante* n'a jamais perdu ses droits, que ce soit dans le présent ou le passé. *Il est donc toujours sage de prendre la distribution actuelle comme base d'analyse. En effet, rien n'est*

1. HUTCHINSON est même de l'avis (32), que les Massoniées, qui sont pourtant des Liliacées pour la classification, sont pour la parenté un « Climax group showing close approximation to *Amaryllidaceae* ». Les Liliacées et les Iridacées seraient à leur tour les unes aux autres rattachées par les Tépophilacées, pour lesquelles la Californie, le Chili, et l'Afrique centrale et australe jouent le rôle de domaines-cles. On comparera la distribution africaine de cette famille à celle, p. e., de *Blaeria* (Ericacées). La biogéographie n'est au fond qu'une interminable série de redites. Rien ne se rencontre en distribution, qui n'ait des précédents quelque part parmi les plantes ou les animaux. (12.)

*analysable scientifiquement au-delà des faits que la distribution actuelle nous montre, et des rapports dont elle fait état pour l'espace, le temps et la forme.*

Les centres de masses sur lesquels nous venons d'attirer l'attention se raccordent entre eux et aux centres de masses qui correspondent à la même Tribu sur plusieurs continents, par trois grandes « pistes » (fig. 9) dont les parcours et l'histoire sont bien connus des naturalistes qui ont connaissance de nos travaux (13-14). S'il est vrai que *Crinum augustum* des Mascareignes et des Seychelles n'est qu'une forme de *C. amabile* de Sumatra — ce qui n'aurait rien d'extraordinaire (11-14) — on ajoutera aux pistes rappelées plus haut une quatrième à travers l'Océan Indien de nos cartes.

Ces pistes (lignes d'empreinte), et les raccords qu'elles pourraient exiger en détail, ne doivent rien ni à notre imagination, ni à celle d'autres auteurs (12) qui, d'une manière ou d'une autre, en ont fait usage autant que nous. Elles correspondent clairement à la statistique de la distribution des plantes et des animaux contemporains et fossiles (12), et tout naturaliste sera forcé de les reconnaître comme vraies, qui voudra refaire cette statistique pour son propre compte, en se servant d'exemples autres que ceux dont nous avons nous-même fait état. Ces traces ne sont *aucunement* des « routes d'émigration » (13), mais des représentations de rapports à la fois biologiques et paléogéographiques<sup>1</sup>. Certaines de ces lignes, fort nettement « parcourues » aujourd'hui encore par les Ericacées Ericoïdées par exemple (13), sont attestées à partir du Permien (âge de fossilisation) par la distribution de Dinosauriens de type archaïque. La piste qui correspond à *Nipa* vivant et fossile (voir fig. 1 B) se moule sur un ensemble de géosynclinaux (« Tethys » sensu latissimo) d'une immense durée (44) et d'une importance capitale pour l'histoire de la terre et de la vie. En effet, *la terre et la vie ont évolué de pair, et la distribution-répartition d'un groupe quelconque de plantes ou d'animaux n'est jamais moins compliquée que l'histoire géologique de la région où ce groupe se trouve actuellement. Si les grandes pistes de la vie actuelle se moquent de la géographie — ce qui est vrai au pied de la lettre — cela veut forcément dire que les jalons de ces traces ont été posés d'après une géographie tout autre que celle que nous connais-*

1. Il suffira pour s'en convaincre de comparer les lignes majeures de la répartition aux cartes qui représentent les grandes phases de la tectonique mondiale (géosynclinaux, secteurs devolcanisme et de séisme, etc. Pour dire la chose en peu de mots : là où la terre est instable, la vie l'est également, c'est-à-dire évolue à une allure plus rapide. Il n'est donc en rien surprenant que les zones de géologie active soient aussi des zones d'évolution active. Puisque l'évolution répond à la formule : Espace + Temps + Forme, et que la biogéographie s'occupe de l'Espace et du Temps (les *principia botanica* étudient la Forme surtout dans ses aspects morphologiques et phylogénétiques), il est évident que la biogéographie doit retrouver dans ses analyses des « traces » qui laissent entendre à l'unisson la tectonique, l'évolutionisme et la biogéographie. C'est fort simple et tout à fait logique. Nous dirons une fois de plus aux naturalistes qui ne s'en seraient pas encore aperçus, que la pan-biogéographie et les *principia botanica* ne sont absolument pas une « théorie » de plus, mais une conception nouvelle de l'évolution surtout dans ses rapports avec l'Espace et le Temps. La « Geographic Distribution » et ses produits ne sont certainement rien de cela.

sons. Vraie pour les Dinosaures du Permien, cette conclusion n'est pas moins certaine pour les Narcisses qui empiètent, dirait-on, l'un sur l'autre dans le secteur marqué par le Détroit de Gibraltar. En fait, ils n'empiètent aucunement au hasard, ainsi que le voudrait la « Geographic Distribution ». Ils sont, bien au contraire, par la forme, rangés exactement d'après la logique de l'évolution dans le temps et l'espace. La précision des rapports dans la répartition ne peut être estimée à sa juste valeur que par ceux, malheureusement assez rares aujourd'hui, qui se sont longuement occupés de la vérifier grâce à l'emploi d'une méthode d'analyse qui ne doit rien à des théories préconçues. *Nous sommes certain en raison de la longue expérience que nous en avons, que l'analyse pan-biogéographique ouvre de très vastes possibilités de pensée et de recherche dans une foule de directions, toutes inexorablement barrées aujourd'hui à ceux qui s'obstinent à faire confiance à la « Geographic Distribution » et à ses produits.*

Nos propres recherches nous ont permis d'établir comme un fait que les ancêtres des Angiospermes « modernes » (14) avaient atteint au Jurassique les lieux où les formes qui en sont issues vivent aujourd'hui encore. Il n'était pas question à cette époque de « genres » tels que ceux que nous connaissons, mais de groupes au sein desquels les « genres » formaient des « sous-familles » et des « tribus ». Ces conclusions peuvent être mises d'accord avec les données de la palynologie sans la moindre difficulté. S'il est vrai que des Angiospermes de type « moderne » existaient au Néocomien comme cette science l'affirme, ce fait prouve automatiquement que la *tendance* à l'angiospermie a dû se déclarer bien avant le Crétacé Supérieur. Il n'est donc en rien étonnant que la biogéographie nous dise, qu'en effet, les ancêtres des genres modernes dès le Jurassique, au moins, ont occupé les domaines où existent aujourd'hui encore leurs descendants. A ceux qui ne voudraient pas entendre parler de *tendances*, et moins encore de ce que l'analyse biogéographique peut enseigner, mais voudraient s'appuyer exclusivement sur des « faits » nous dirons que les faits ne sont pas plus une affaire d'œil que de cerveau. On a le droit de discuter et de demander des preuves qui rentrent dans le domaine de la raison, en général, et dans la logique du cas étudié en particulier, mais on n'a pas le droit de faire obstacle au progrès de la connaissance en lui imposant des conditions de preuves absurdes ou abusives. Toute exigence de ce genre est une marque d'ignorance; aucune personne connaissant bien une question, n'imposerait à ceux qui font de leur mieux pour la faire progresser, des critères spéciaux de son choix comme condition pour se déclarer convaincu.

Quel est donc l'âge des Amaryllidacées? A peu de choses près celui même des Angiospermes. Ce qui est certain c'est que leurs ancêtres directs étaient en « Méditerranée » au Jurassique, en même temps que ceux de *Crepis*, *Erica*, *Rhododendron*, *Ruscus*, *Cortaria*, *Cneorum*, *Cistus*, *Myrtus*, *Abies*, des Insectes, etc. Aucun de ces groupes, sauf peut être *Abies*, n'existait à cette époque tel que nous le connaissons aujourd'hui. Toutefois, l'ensemble de ces groupes était là, en puissance sur les voies de l'avenir. L'âge biologique n'est certainement pas un instant de l'éternité qui peut

être déterminé au hasard d'une trouvaille de fossile. C'est toute une série de faits et partant une somme d'âges qui s'enchaînent au long d'un processus de développement, dont chaque fossile n'a qu'une valeur partielle de document.

Nous invitons nos collègues les botanistes à réfléchir, comme naturalistes, sur ce que nous apprend l'évolution des Oiseaux. Les premiers Oiseaux (*Archaeopteryx*, etc., Jurassiques par âge de fossilisation!) ne sont de vrais Oiseaux que par leurs plumes, et par leurs tendances de développement. Ils ne sont autrement que des Dinosaures bipèdes (14) qu'on n'aurait probablement jamais cru être des « Oiseaux », si les plumes n'avaient pas été là, enveloppant les fossiles, comme pour nous assurer que c'est bien l'habit qui, cette fois du moins, fait le moine. Le Crétacé est riche en Oiseaux « à dents », mais au commencement du Tertiaire (âge de fossilisation) les Mésanges, les Bergeronnettes, les Pies-Grièches sont déjà très « modernes ». La « morale » de cette histoire est tellement claire que nous croyons inutile de la commenter longuement dans ses rapports avec l'évolution et l'âge des Angiospermes. Nous n'en dirons que ceci : l'*Archaeopteryx* est la « pré-angiospermie » des Oiseaux, dont la Mésange serait le *Narcissus rupicola*. Plus heureux que nous, les ornithologues n'ont aucun « palynologiste » dans leurs rangs qui leur assure avec une obstination tenace que les « Oiseaux » n'existaient pas du tout quand l'*Archaeopteryx* était déjà de ce monde. Dans les sciences biologiques, du moins, les neuf dixièmes des litiges qui portent sur les idées et les méthodes se ramènent à des partis-pris, à la tradition, à la compilation, etc. Ces litiges n'ont, en somme, rien de scientifique.

## H. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les problèmes examinés dans cet article s'enchaînent d'une manière telle qu'il nous paraît utile d'en résumer les éléments par sections à part, comme il suit :

### 1. CONSIDÉRATIONS HISTORIQUES ET ACTUELLES

Les travaux de FERNANDES et de JEANNEL nous ont révélé avec une parfaite netteté ce qu'on retrouve normalement dans les ouvrages des naturalistes (14) de notre époque, c'est-à-dire la coexistence de deux doctrines biogéographiques opposées.

L'une de ces doctrines est celle formulée par Charles DARWIN dans l'« Origine des Espèces » 1859. Elle repose sur trois axiomes : a) Centres d'origine; b) Emigrations; c) Moyens de transport, qui sont « mystérieux » chaque fois qu'on ne peut les expliquer, ce qui arrive très souvent. Cette doctrine est fautive, ainsi que nous l'avons prouvé dans tous nos travaux, y compris celui (11) où nous ne l'avons pas encore rejeté absolument. Elle est fautive non seulement par les résultats auxquels elle conduit, mais en raison du fait qu'elle empêche l'analyse objective de la répartition.

L'autre doctrine, imposée par le bon sens chaque fois qu'un naturaliste ne peut éviter d'analyser la distribution d'un groupe dont il s'occupe comme classificateur, etc., revient *inévitablement* à la notion de *formation vicariante* qui, d'ailleurs, est depuis cinquante ans à la base de la classification zoologique. Cette notion est la clé de voûte de l'analyse panbiogéographique. Nous l'avons développée et intégrée à une doctrine générale de l'espace, du temps et de la forme dans l'évolution dans les 6000 pages de nos travaux. Cette notion n'a aucunement été inventée par nous. Tout ce que nous pouvons revendiquer pour notre œuvre, c'est d'avoir insisté *fortement* sur une *méthode* et des *principes* dont les prémices et les exemples se trouvent dans une foule de travaux qui ne nous sont aucunement dûs, et dont certains remontent au moins à 1839.

Imposées, l'une par la tradition, le conformisme, l'autre par le bon sens et les besoins du sujet, ces deux doctrines s'entrechoquent hélas dans la bibliographie courante. La clarté des idées en souffre, la libre analyse est rendue impossible, la compilation et la tradition amènent trop souvent des conclusions d'une incroyable faiblesse et de flagrantes contradictions. Nous sommes aujourd'hui Darwiniens en biogéographie, etc. comme nos devanciers étaient Aristotéliens en cosmographie et en physique en 1300.

Puisque ces doctrines sont absolument incompatibles, on ne peut éviter de faire un choix entre les deux dès qu'on a saisi leur vraie nature, et connu leurs précédents historiques. Ce choix sera effectué plus tôt par certains esprits, plus tard par d'autres. Les uns iront beaucoup plus loin et beaucoup plus vite que les autres sur les voies de la pensée utile. On voit mal, avec des idées brouillées, la méthode à suivre et les principes à retenir.

## 2. CONSIDÉRATIONS SUR L'ÂGE EN GÉNÉRAL

Le langage scientifique n'a pas droit à l'imprécision qui caractérise trop souvent le langage courant. Les mots les plus usités de ce langage sont ceux que la pensée scientifique doit s'efforcer de définir le plus clairement. On peut comprendre l'âge de beaucoup de manières, dont deux sont à retenir ici, à savoir : 1° L'âge est un moment dans le temps déterminé par une trouvaille fossile (*âge de fossilisation!*) 2° L'âge est un moment dans le temps qui marque le début d'un processus de changement (*âge d'origine!*), dont la paléontologie et la « néontologie » révèlent — toutes les deux à la fois — les étapes.

*L'âge de fossilisation et l'âge d'origine ne peuvent se contredire, car ils sont fonction l'un de l'autre.* Faute de documents fossiles, nous n'aurions aujourd'hui que des notions très imparfaites sur le développement de la Vie. Faute de pensée lucide, nous ne pouvons comprendre le fossile et l'âge en général, ainsi que le demande la science. L'analyse et la synthèse exigent les deux à la fois. On retiendra de l'œuvre de JEANNEL (32) une pensée profonde que voici : « Le principal intérêt des *Anillini*... réside dans le fait que leurs diverses lignées soient les restes de faunes

successives. Dès l'instant où une espèce s'est confinée dans le domaine souterrain, elle a été fixée dans son aire primitive; aussi, ces endogées se présentent-ils actuellement comme de véritables fossiles vivants ». C'est à la fois de l'excellente biogéographie et de l'histoire naturelle bien conçue; ces notions déterminent des rapports exacts entre la paléontologie et la « néontologie ». La Mésange de nos jardins est, elle aussi, un fossile vivant.

Les auteurs qui échafaudent des théories sur l'âge de fossilisation dans le but de prouver ainsi que l'âge d'origine n'est que de la « théorie » font nettement fausse route.

### 3. CONSIDÉRATIONS SUR L'ÂGE DES ANGIOSPERMES

Nous croyons que : a) L'âge d'origine des Angiospermes remonte au Permien, comme époque moyenne; b) C'est de cette époque que date la *tendance* qui transforma des plantes *non-angiospermes* en des plantes *pré-angiospermes*; c) Les ancêtres des Angiospermes occupaient avant le commencement du Crétacé, soit au Jurassique, les domaines où subsistent, aujourd'hui encore, leurs descendants; d) A cette époque, ces ancêtres étaient probablement encore, en partie, des pré-angiospermes; e) Les grands genres des flores modernes remontent par leur âge au Crétacé moyen; f) Il est des espèces vivantes d'Angiospermes qui existaient déjà à la fin du Crétacé; g) La moyenne des espèces de nos flores date du Tertiaire inférieur; h) Les limites d'âge que nous indiquons ne concernent aucunement des genres et des espèces *sensu strictissimo* d'après les définitions qu'en donnent nos textes de classification. Elles se rapportent toutefois à des formes très proches, si ce n'est absolument les mêmes que celles du monde actuel; i) L'âge des espèces du même genre peut présenter de considérables différences (14).

### 4. CONSIDÉRATIONS SUR L'ANGIOSPERMIE

La doctrine qui veut que l'angiospermie ne soit qu'une question de style et de stigmaté est fautive. La formation de l'ovaire « angiosperme » avec son style, etc., résulte d'une *tendance* à la réduction extrême du strobile non-angiosperme et pré-angiosperme qui aboutit enfin à la « fleur ». Nous ne croyons aucunement qu'il soit possible d'établir une distinction précise entre l'ovule et l'ovaire (13-14).

La botanique en est toujours à la *phase descriptive* de son histoire et manque de la méthode et des principes qui en feraient une vraie science d'*interprétation*. Nos travaux nous en ont persuadé, mais d'autres auteurs s'en sont rendus compte autant que nous, même bien avant nous. On connaît les opinions de CAIN et de THOMPSON en ce qui concerne le « darwinisme de la biogéographie ». BAEHNI a souligné le fait que : « La Phylloxera, qui n'a pas pu sortir du domaine purement descriptif, se trouve dans une impasse et la morphologie causale en est encore à tâton-

ner pour découvrir un principe directeur<sup>1</sup> ». DORMER a affirmé (16) ce qui suit : « A striking feature of botany as the science exists at present is the lack of any coherent body of comparative morphological doctrine dealing with the angiosperms... As a result, the treatment of Angiosperms in university courses on botany is usually confined to separate and unrelated lectures on systematics and on plant anatomy ». L'incroyable routine qui domine la pensée de la *scientia amabilis* est démontrée on ne saurait plus clairement par certaines observations de SAUNDERS (13). Ces circonstances doivent être soulignées car elles expliquent, par une carence de l'enseignement de base, les innombrables difficultés auxquelles se heurte toute pensée nouvelle en raison des « objections » qui témoignent de tout, sauf de la connaissance raisonnée du sujet.

La *tendance* responsable de l'Angiospermie a très probablement pris son origine dans des modifications d'embryogénèse. La disparition des pré-angiospermes (c'est-à-dire des formes intermédiaires entre la non-angiospermie et l'angiospermie « moderne ») est dûe, pour nous du moins, autant à l'extinction qu'à la transformation des pré-angiospermes en vraies angiospermes. On n'oubliera pas qu'aujourd'hui encore existent des Angiospermes dont l'ovaire reste ouvert (ce qui est aussi souvent le cas à l'état de jeunesse, d'ovaires qui sont fermés à l'âge adulte), et dont la sexualité est en cours de modification par la suppression du chaton de fleurs mâles.

Il est très probable que l'Angiospermie naquit dans l'hémisphère Sud, mais elle était sans doute déjà répandue dans le monde entier bien avant que ne prissent naissance les angiospermes « modernes ». Pour nous les premières Angiospermes furent surtout des plantes inféodées aux côtes maritimes et à leur « hinterland », aucunement des formes de stations « orophiles ».

Le fait, que nous manquions de fossiles des « premières angiospermes », admet des explications qui n'ont rien de difficile, comme on peut le voir : a) Un fossile ne fait foi, que très rarement, des *tendances*. On n'a pas le droit de s'attendre à trouver des fossiles de pré-angiospermes propres à montrer des *tendances d'embryogénèse* ; b) L'hémisphère Sud est, en général, beaucoup plus pauvre en fossiles que l'hémisphère Nord ; c) En raison de l'état de la botanique courante au sujet de plantes de notre monde, on peut se demander si la botanique est assez avancée pour comprendre les plantes du passé qui seraient litigieuses. La notion de « carpelle » qui homologue cet organe à une « feuille » portant des ovules sur la marge etc., rend impossible par exemple toute étude sérieuse de phylogénie et de morphogénie de la fleur, etc. Comme le montrent les travaux récents, on voit toujours très mal quand on n'a pas d'idées directrices claires pour comprendre.

1. Nous ferons observer une fois de plus que DUTROCHET avait pourtant déjà fait sortir la phyllotaxie de la phase descriptive, il y a de cela presque un siècle et demi. On a mal vu et très mal choisi après cette époque, ce qui, surtout en botanique, est courant. Dans les toutes dernières années, il faut le dire, d'importants efforts ont été faits en France pour remettre ces recherches dans la bonne voie.

**6. CONSIDÉRATIONS SUR LA SYNTHÈSE DE L'ESPACE, DU TEMPS ET DE LA FORME**

L'évolution est un processus de développement dont l'espace, le temps et la forme fournissent les assises.

Il est inutile d'espérer atteindre une bonne compréhension de chacun de ces trois facteurs, si on comprend mal les autres. La biogéographie scientifique constitue donc une partie *essentielle* de tout enseignement biologique bien conçu.

C'est à la biogéographie que reviennent les deux tiers de l'évolution (c'est-à-dire l'étude exacte de l'espace et du temps par l'analyse « panbiogéographique »).

La « Geographic Distribution » de DARWIN et ses produits ne sont aucunement une science. Ils ne sont pas une science au sens vrai du terme, du fait qu'ils entravent l'analyse des faits de la distribution par des postulats arbitraires (moyens mystérieux, centres hypothétiques, émigrations inexplicables, polémique de tous genres au sujet de « problèmes » traditionnels mais sans aucune valeur pratique).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ABRARD, R. — Géologie Régionale du Bassin de Paris : 8 (1950)
2. ALLORGE et JOVET-AST, S. — Publ. Instituto Biologia Apl. **27** : 129 (1958).
3. AUBREVILLE, A. — Contr. Paleohist. Forêts Afr. Trop. : 29, 35 (1949).
4. BABCOCK, E. B. — The American Naturalist **78** : 401 (1944).
5. — Proceed. California Acad. Sc., sér. 4, **25** : 272 (1944).
6. CAIN, S. A. — Torreya **43** : 132 (1943).
7. DE CANDOLLE. — Théor. El. Bot. **21** : 213 (1813).
8. CHANDLER. — Mag. Nat. Hist. Londres, sér. I, **13** : 354 (1958).
9. CHANDLER et AXELROD. — Amer. Journ. Science **239** : 441 (1961).
10. CROIZAT, L. — Lilloa **13** : 40 (1947).
11. — Manual of Phylogeography (1952).
12. — Panbiogeography, 3 vol. (1958).
13. — Principia Botanica, 2 vol. (1960).
14. — Space, Time, Form : The Biological synthesis (1962).
15. DARLINGTON, C. D. — Chromosome Botany : 73, fig. 21 (1956).
16. DORMER. — Nature, Londre 158 : 737 (1946).
17. ERDTMAN, G. — Pollen Morphol. Plts Taxonomy : 47 (1952).
18. FARRINGTON. — Greek Science : 311 (1961).
19. FERNANDES, A. — Am. Soc. Broteriana **13** : 5 (1947).
20. — Bol. Sc. Broteriana, sér. 2, **24** : 306, fig. 14; 315 (1950).
21. — Bol. Soc. Broteriana, sér. 2<sup>a</sup>, **25** : 120, 150, 186, fig. 14 (1951).
22. — Ann. Soc. Broteriana **19** : 1, 5, 14, fig. 6; 15, fig. 7 (1953).
23. — Bol. Soc. Broteriana, sér. 2<sup>a</sup>, **28** : 137, 148 (1954).
24. — Ann. Soc. Broteriana **26** : 31 (1960).
25. GAUSSEN, H. — Géographie des plantes : 32 (1954).
26. GAUSSEN, H. — Gymnospermes : 6 (1960).
27. GOOD. — Features of Evolution in the Flowering Plants (1956).
28. HOOKER. — Icon. **36**, pl. 3580, 3 (1962).
29. HOWARD. — Fossil Birds, Los Angeles Co. Mus. Sc. sér. 10, Paleontol. **6** : 39 (1945).
30. — The Ibis **92** : 17 (1950).
31. HUGHES, N. F. — Paleontology **4** : 292 (1961).

32. HUTCHINSON, J. — *Fam. Flow. Plants*, ed. 2, **1** : 20, 316 (1959); **3** : 592, 642 (1959).
33. JEANNEL. — *Gen. Faun. Terr.* : 337, 386, fig. 165; 398, fig. 166; 397, fig. 171; 411, 418 (1942).
34. JOVET AST, S. — *Mém. Soc. Biogéogr. Paris* **8** : 363 (1946).
35. — *Rev. Bryol. Lichénol.* **29** : 184 (1957).
36. LÉOPOLD, Estella, B. — *In Science* **143** : 795 (1964).
37. LEROY, J.-F. — *Confér. Palais Découverte*, sér. D, **68** : 8 (1959).
38. RAÜH, W. — *Heidelberg, Akad. Wissensch. Math. Naturwiss. kl., sitzunter.* **7** : 185 (1961).
39. de ST HILAIRE, A. — *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris* **2** : 382 (1815).
40. SCOTT, BARGHOORN et LEOPOLD. — *Amer. Journ. Sc., Bradley* **258** A : 284, 297 (1960).
41. SIMPSON. — *The Meaning of Evolution* : 32, 34 (1961).
42. TAKHTAJAN, VRAKRAMEEF et RATCHENKO. — *Osnovy Paleontologii* **15** : 620 (1963).
43. TERMIER H. et G. — *Hist. Géol. Biosphere* : 272 (1952).
44. TERMIER H. et G. — *Formation des Continents et Progression de la vie* : 72, carte II (1954).
45. TERRERO, J. — *Geografía de Espana* **21** (1956-1962).
46. WETMORE. — *Smithsonian Misc. Collections* **99**, 4 : 65 (1940).
47. WOLFE, BARGHOORN. — *Amer. Journ. Sc., Bradley* **258** - A : 397 (1960).